

Linzer biol. Beitr.	35/2	1119-1129	19.12.2003
---------------------	------	-----------	------------

## **Bau und Bildung der Spermatophore bei der australischen Feldgrille *Teleogryllus commodus* WALKER (Orthoptera: Gryllidae)**

R. STURM

**A b s t r a c t :** Structure and formation of the spermatophore of the black field cricket, *Teleogryllus commodus* WALKER (Orthoptera: Gryllidae).

The spermatophore produced by male *Teleogryllus commodus* was subject to a detailed investigation. Besides studies on the morphology and development of a spermatophore, also the number of spermatozoa enclosed in one capsule was tried to be estimated by the application of a simple quantification method. Each spermatophore consists of three main parts: 1. a bulb-shaped, sperm-containing ampulla, 2. the filamentous tube, and 3. the attachment plate, serving for a fixation of the device in the genital tract of the female. The ampulla represents a multi-layered structure, within which the inner layer undergoes a hardening process, therefore defining the shape of the capsule. The described morphology corresponds well with respective data for sperm-encompassing devices of other cricket species. The number of spermatozoa per spermatophore can reach a maximum of several hundred-thousands, but is subject to high fluctuations. Formation of the basic components of the structure takes place in the lumen of the accessory glands, while final development is realized in the ventral chamber of the phallus with the tube and attachment plate material forced into the dorsal pouch due to rhythmical movement of the subgenital plate.

**Key words :** Spermatophore, reproduction, cricket, spermatozoa, *Teleogryllus commodus*.

### **Einleitung**

Bei zahlreichen wirbellosen Tieren erfolgt der Transfer der Spermatozoen vom Männchen zum Weibchen entweder in Form lockerer Aggregate oder in mehrschichtigen, zum Teil komplex strukturierten Kapseln, welche im Allgemeinen als Spermatophoren bezeichnet werden (MANN 1984). Form und Größe solcher Behälter sowie die Anzahl der darin eingeschlossenen Keimzellen sind innerhalb der Großgruppe der Invertebraten durch signifikante Variationen gekennzeichnet.

Bei den Insekten erreicht die Struktur der Spermatophoren mit ihren teilweise zahlreichen Schichten eine einzigartige Komplexität. Die Bausubstanzen der Spermienkapseln (z.B. Proteine, Glykoproteine, Mukopolysaccharide, Lipoproteine, Phospholipide, usw.) werden dabei ausschließlich in den männlichen akzessorischen Drüsen produziert (WIGGLESWORTH 1972; KAULENAS 1976; LEOPOLD 1976). Umfangreiche Studien der

Spermatophoren wurden bislang vor allem für die Gruppe der Orthopteren durchgeführt (MANN, 1984), wobei innerhalb der Familie der Gryllidae mittlerweile entsprechende Ergebnisse für *Acheta domesticus* (KHALIFA 1949), *Gryllus assimilis* (SPANN 1934), *G. campestris* (REGEN 1924), *Nemobius sylvestris* (GERHARDT 1921; GABBUTT 1954), *Oecanthus pellucens* (HOHORST 1936) und *G. bimaculatus* (HALL et al. 2000) vorliegen. Die Spermatophore jeder dieser Grillenarten lässt sich in drei Hauptbestandteile untergliedern, auf welche bereits in der frühen Arbeit von LESPÉS (1855) hingewiesen wurde: 1. eine birnenförmige Kapsel mit den darin enthaltenen Spermatozoen (Ampulla bzw. ‚vésicule‘ sensu LESPÉS), 2. einen dünnen, fadenförmigen Spermatophorenschlauch (‚filet‘ sensu LESPÉS) und 3. einen mit Haken versehenen Ankerapparat (‚lamelle‘ sensu LESPÉS) zur Fixierung der Spermatophore im weiblichen Genitaltrakt. Detaillierten Studien an *A. domesticus* und *G. bimaculatus* (KHALIFA 1949; HALL et al. 2000) zufolge setzt sich die Ampulla selbst aus einer äusseren Membran, einer darunterliegenden Schicht mit der so genannten Evakuierungsflüssigkeit, einer dickeren Innenschicht, welche für die Formgebung der Kapsel verantwortlich ist, und einer inneren Membran, welche die Spermienmasse umschließt, zusammen. Die zwischen Innenschicht und innerer Membran positionierten Druckkörper sorgen für die Entleerung der Spermatophore nach ihrer Übertragung an das Weibchen. Unterschiede zwischen den Spermatophoren der oben angeführten Grillenarten konnten bislang vor allem hinsichtlich der Größe, welche mit der Größe der Grillenspezies selbst korreliert, der Produktionsdauer und der Anzahl gebildeter Kapseln innerhalb eines definierten Zeitintervalls aufgezeigt werden. Noch keine artspezifischen Daten gibt es hingegen für die Anzahl der Spermatozoen innerhalb einer Spermatophore und deren Abhängigkeit von diversen physiologischen Parametern.

Ziel der vorliegenden Studie war es, einen detaillierten Einblick in den Bau und die Bildung der Spermatophore bei der australischen Feldgrille *Teleogryllus commodus* zu geben und damit die bisherigen Kenntnisse über diese Strukturen sowie über die Fortpflanzung bei Grillen insgesamt zu erweitern. Anhand von orientierten elektronenmikroskopischen Schnittbildern wurde zudem die Anzahl der in der Ampulla eingeschlossenen Spermatozoen grob abgeschätzt. Die Ergebnisse dieser simplen Quantifizierung wurden mit den in der Literatur beschriebenen Daten anderer Invertebraten verglichen.

## Material und Methoden

**Grillen:** Die Zucht von *T. commodus* erfolgte in einer speziellen Klimakammer am Institut für Zoologie der Universität Salzburg. Während der Studie wurden folgende Einstellungen vorgenommen: Temperatur: 25 °C, Relative Luftfeuchtigkeit: 60 %, Photoperiode: 12 h. Larvalstadien und Subadulte wurden in mit einer drei cm dicken Torflage befüllten Plastikbehältern (L × B × H = 45 × 30 × 25 cm) gehalten. Die Haltung der Adultiere erfolgte dagegen nach Geschlecht getrennt in Glasgefäßen mit einem Fassungsvermögen von jeweils fünf Litern. Als Nahrung für die Tiere wurden frischer Salat, Haferflocken sowie eine Standarddiät für Labortiere (Altromin 1222) bereitgestellt.

**Bau der Spermatophore:** Grundvoraussetzung zur Beantwortung der im vorigen Kapitel aufgeworfenen Fragen war die Entnahme intakter, voll entwickelter Spermatophoren von Männchen der australischen Feldgrille. Dies wurde am besten durch Fixieren des Tieres unter dem Binokular, Senken der Subgenitalplatte mit Hilfe einer Präpariernadel

und vorsichtiges Herausarbeiten der Spermatophore durch deren gezieltes Vor- und Rückwärtsbewegen erreicht. Die einzelnen Hauptbestandteile der evakuierten Spermatophore wurden unter dem Lichtmikroskop vermessen und photographisch dokumentiert. Die interne Struktur der Ampulla wurde durch Anwendung dreier Methoden entschlüsselt: 1. durch Durchlichtmikroskopie einer noch intakten Kapsel, 2. durch dreistündige Fixierung der Spermatophore in Ethanol (70 %), Anfertigung von Längsschnitten und anschließende mikroskopische Studie und 3. durch Präparation des Objektes gemäß einer in früheren Publikationen beschriebenen Prozedur (z.B. MUSIOL et al. 1990; STURM & POHLHAMMER 2000; STURM 2002) und Untersuchung entsprechender Schnitte im Rasterelektronenmikroskop (Cambridge EM-250). Zur Abschätzung der Spermatozoenmenge in einer einzelnen Kapsel wurden Querschnitte der Ampulla hergestellt und die Fläche der angeschnittenen Spermienmasse unter dem Elektronenmikroskop vermessen. Unter der vereinfachten Annahme, dass die Spermatozoen in der Spermatophore parallel zueinander orientiert sind, wurde die Anzahl der Keimzellen ( $N_{Spz}$ ) nach folgender Formel berechnet:

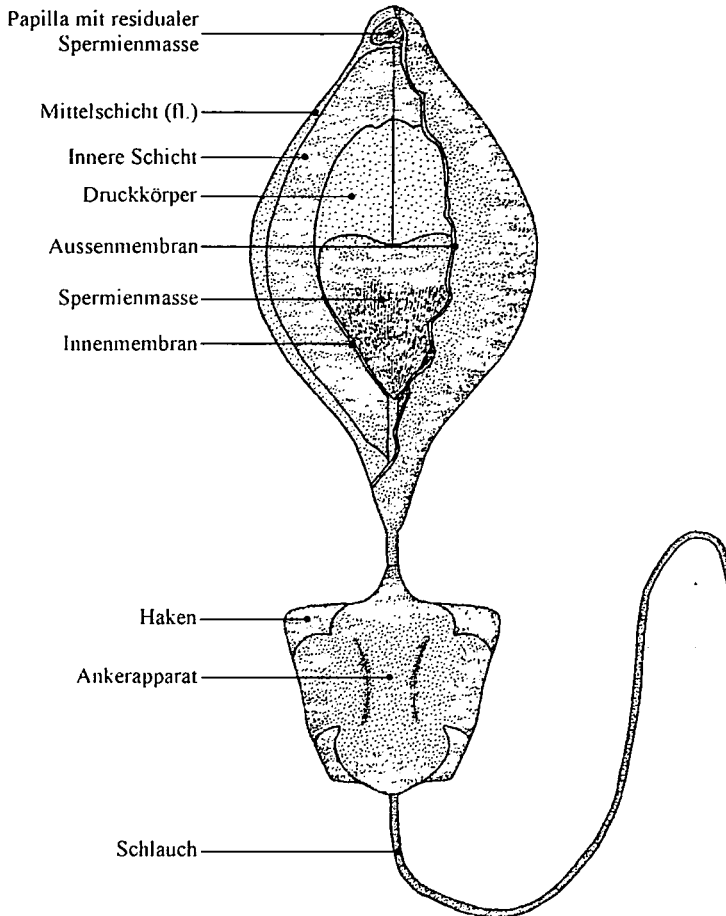
$$N_{Spz} = F_{Spm}/F_{Spz} \quad (1)$$

$F_{Spm}$  bezeichnet die Querschnittsfläche der Spermienmasse und  $F_{Spz}$  die Querschnittsfläche einer einzelnen Keimzelle.

**Bildung der Spermatophore:** Um einen groben Einblick in die Entwicklung der Spermatophore bei *T. commodus* gewinnen zu können, wurden einzelne Grillenmännchen zu definierten Zeitpunkten nach der Kopulation (1, 5, 10 und 20 Minuten) kurzzeitig in flüssigen Stickstoff überführt. Diese Prozedur führte zum sofortigen Stopp aller physiologischen Aktivitäten. Nach einer Auftauzeit von etwa 5 Minuten wurde das Abdomen der Tiere eröffnet und der Fortschritt der Spermatophorenbildung beobachtet. Alternativ zu dieser Technik wurden einzelne Tiere in Ethanol (70 %) fixiert, mit einer Rasierklinge der Länge nach in zwei Hälften geteilt und unter dem Mikroskop studiert. In die Untersuchungen wurden zusätzlich noch orientierte histologische Schnitte miteinbezogen, welche nach Standardverfahren gefärbt worden waren (ADAM & CZIHAK, 1965).

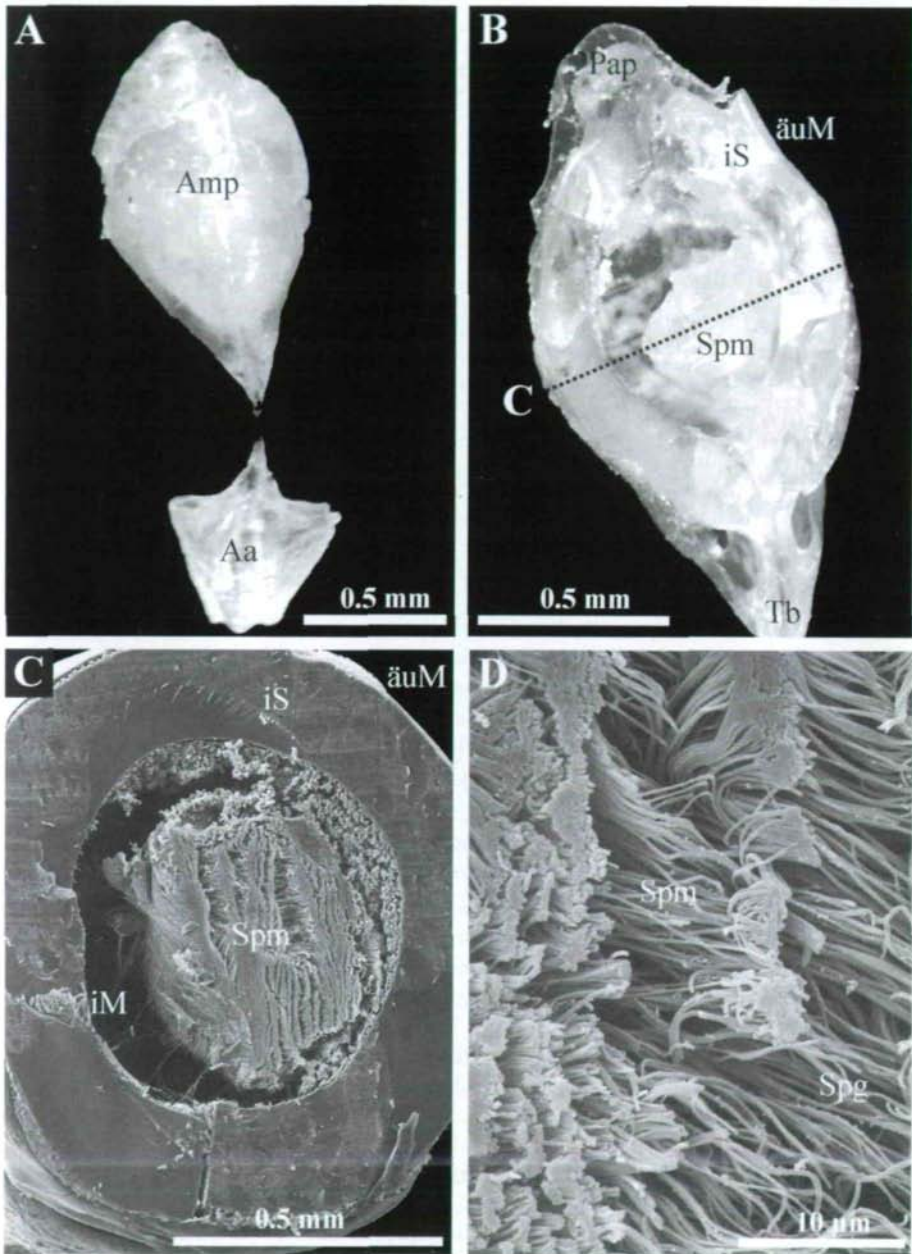
## Ergebnisse

**Bau und Größe der Spermatophore:** Der Aufbau der Spermatophore von *T. commodus* ist vereinfacht in Abb. 1 dargestellt. Zusätzliche Information über die Internstruktur der Ampulla kann den mikroskopischen Aufnahmen in Abb. 2 entnommen werden. Wie in den Abbildungen gezeigt ist, besteht die Spermatophore im Wesentlichen aus drei Komponenten: 1. der Ampulla mit der darin eingeschlossenen Spermienmasse, 2. dem filamentösen Schlauch und 3. dem Ankerapparat, dessen vier Haken zur Fixierung des Behälters im weiblichen Genitaltrakt dienen. Die Ampulla zeigt die für Grillen typische Struktur mit äußerer Membran, flüssigkeitserfüllter Mittelschicht, formgebender Innenschicht und die Spermienmasse umschließender innerer Membran (Abb. 1, 2). Bei einer intakten Spermatophore wird das von den Spermatozoen erfüllte Volumen zusätzlich von zwei Druckkörpern eingeschlossen, welche für die Evakuierung der Keimzellen aus der Kapsel nach dem Ende der Kopulation verantwortlich zeichnen (Abb. 1). Im terminalen Bereich der Ampulla befinden sich stets noch Reste der Spermienmasse vor ihrem



**Abb. 1:** Bau der Spermatophore bei der australischen Feldgrille *Teleogryllus commodus*.

Transfer in den Spermiensack (siehe unten). Aus Abb. 2D lässt sich näherungsweise entnehmen, dass die Spermatozoen im Spermiensack einer regelmäßigen Anordnung mit zueinander parallel orientierten Geißeln und Ansammlung der Köpfchen nahe der basalen Öffnung unterliegen. Der Ankerapparat ist durch ein kurzes Schlauchsegment von der Kapsel getrennt und weist zumeist die Form eines Trapezes, an dessen Eckpunkten die Haken positioniert sind, auf (Abb. 1). Der Spermatophorenschlauch ist durch konstanten Durchmesser von seinem Ursprung an der Basis der Ampulla bis zu seinem terminalen Ende gekennzeichnet. Während des Kopulationsvorganges ist er mit einem Verschluss versehen, welcher ein vorzeitiges Austreten der Keimzellen verhindern soll.



**Abb. 2:** A-B: Lichtmikroskopische Aufnahmen der Spermatophore. C-D: Elektronenmikroskopische Detailaufnahmen. Abkürzungen: Amp...Ampulla, Aa...Ankerapparat, Pap...Papilla, iS...innere Schicht, äuM...äussere Membran, Tb...Tubus (Schlauch), Spm...Spermiemasse, Spg...Spermiengeißel.

**Tab. 1:** Morphometrische Ergebnisse. Abkürzungen: Mw...Mittelwert, Stabw...Standardabweichung.

N = 20	Mw (mm)	Stabw (mm)
<b>totale Länge</b>	3,85	0,520
<b>Ampulla</b>		
<i>Länge</i>	1,56	0,270
<i>Durchmesser</i>	0,88	0,140
<b>Spermatophorenschlauch</b>		
<i>Länge</i>	2,29	0,420
<i>Durchmesser</i>	0,04	0,003
<b>Ankerapparat</b>		
<i>Länge</i>	0,76	0,082
<i>Breite</i>	0,52	0,035
<b>Struktur der Ampulla</b>		
<i>Aussenmembran</i>	0,02	0,001
<i>Innenschicht</i>	0,19	0,005
<i>Innenmembran</i>	0,01	0,001

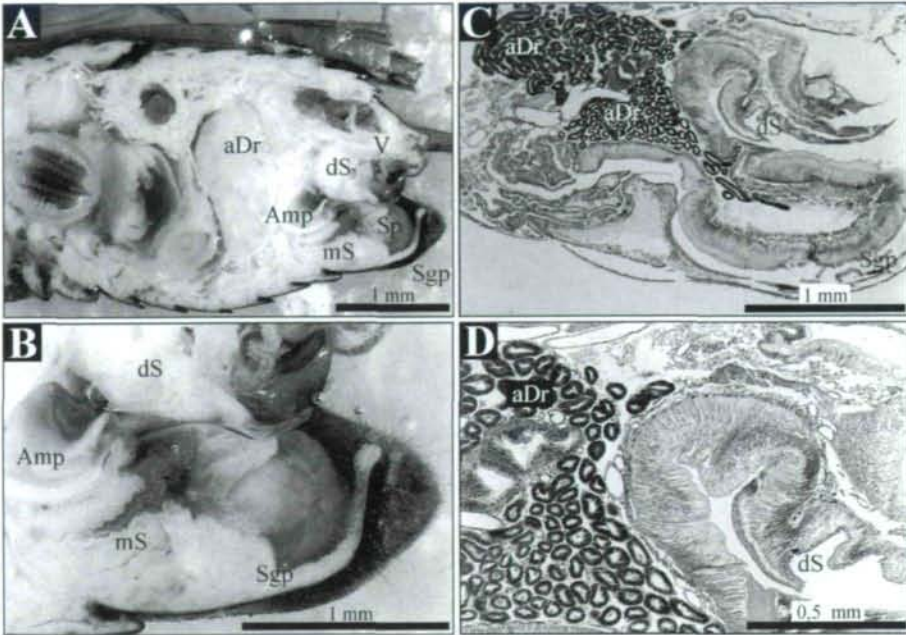
Die Ergebnisse der morphometrischen Untersuchungen sind in Tab. 1 zusammengefasst. Die Hauptkomponenten der Spermatophore lassen von Grillenmännchen zu Grillenmännchen mitunter deutliche Schwankungen in ihrer Größe erkennen, welche durch hohe Standardabweichungen (Stabw) zum Ausdruck gebracht werden.

**Abschätzung der Spermienzahl:** Für die Berechnung der Menge an Keimzellen pro Spermatophore nach der oben vorgestellten Formel wurden folgende Messwerte verwendet:  $F_{Spm} = 0,126 \pm 0,062 \text{ mm}^2$ ,  $F_{Sps} = 0,8 \times 10^{-6} \pm 0,15 \times 10^{-6} \text{ mm}^2$ . Für die Anzahl der Spermatozoen  $N_{Sps}$  ergibt sich somit ein Wert von  $157.000 \pm 32.000$ . Generell bewegt sich die Zellzahl somit maximal in der Größenordnung von einigen Hunderttausend.

**Entwicklung der Spermatophore:** Die Produktion der Spermatophore in Männchen von *T. commodus* stellt einen hochkomplizierten Prozess dar. Bisherige Ergebnisse der diesbezüglichen Untersuchungen sind in den Abb. 3 und 4 dargestellt, können jedoch noch nicht als vollständig bewertet werden. Die Bildung der Hauptbestandteile der Spermatophore startet unmittelbar nach der Verpaarung mit einem Weibchen und vollzieht sich im gemeinsamen Lumen der akzessorischen Drüsen. Bereits etwa 1 Minute nach der Kopulation sind die einzelnen Schichten der Ampulla erkennbar, wobei die später formgebende Innenschicht eine weiche, verformbare Konsistenz aufweist. Die Spermienmasse ist im apikalen Bereich der Kapsel (Papilla) positioniert. Der zum Teil ausgebildete Schlauch wird von einer Sekretmasse umschlossen, aus welcher sich in weiterer Folge der Ankerapparat bildet (Abb. 4A). Gleich nach dessen Bildung wird das Vehikel durch den Ductus ejaculatorius in die Kammer des Phallus transportiert, wo die Kapsel von den ventralen Klappen des Phallus eingeschlossen wird, während Schlauch und umgebende Sekretmasse durch rhythmische Bewegung der Subgenitalplatte in die dorsale Gussform transferiert werden (Abb. 3). Die weitere Entwicklung der Ampulla ist vor allem durch die Penetration der Spermatozoen in den Spermiesack gekennzeichnet (Abb. 4B, C). Wodurch die Wanderung der Keimzellen einerseits und ihre zum Teil



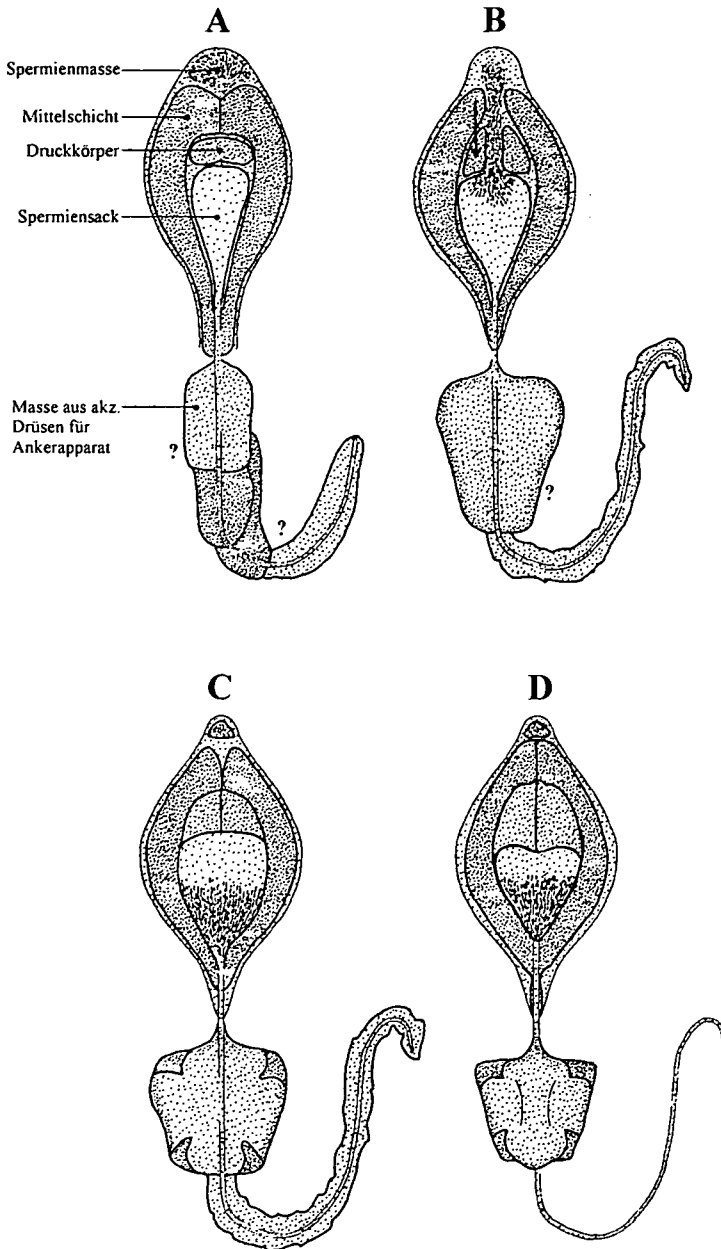
perfekte axiale Anordnung andererseits kontrolliert werden, kann bislang noch nicht beantwortet werden. Nach Erreichen der endgültigen Position der Spermatozoen kommt es schließlich zur Endentwicklung der Druckkörper sowie zur Aushärtung der Innenschicht. Unabhängig davon bildet sich in der dorsalen Gussform der Ankerapparat aus (Abb. 4C, D). Der Produktionsprozess einer einzelnen Spermatophore dauert im Schnitt etwa 20 bis 25 Minuten.



**Abb. 3:** A-B: Längsschnitte durch das männliche Abdomen mit Darstellung der am Bildungsprozess der Spermatophore beteiligten Strukturen. C-D: Histologische Längsschnitte durch das Abdomen. Abkürzungen: aDr...akzessorische Drüsen, Amp...Lumen (Ampulla) der akzessorischen Drüsen, dS...dorsaler Sack (Gussform), mS...medianer Sack, Sgp...Subgenitalplatte, V...Virga.

### Diskussion

Durch die vorliegende Studie konnte der Beleg erbracht werden, dass die Spermatophore von *T. commodus* große Ähnlichkeiten mit entsprechenden Strukturen anderer Grillenarten aufweist. Die Morphologie der studierten Spermatophore lässt sich in drei Hauptteile untergliedern (Ampulla, Schlauch und Ankerapparat) und folgt damit uneingeschränkt einem bereits in früheren Publikationen beschriebenen Bauschema (z. B. REGEN 1924; SPANN 1934; KHALIFA 1949; HALL et al. 2000). Dieselbe Analogie konnte bezüglich der Internstruktur der Ampulla registriert werden, welche sich im Wesentlichen aus vier Lagen zusammensetzt (Aussenmembran, Mittelschicht, Innenschicht, Innenmembran). Die Innenmembran umschließt den Spermiensack mit den darin enthaltenen Keimzellen, während die Innenschicht aufgrund ihrer Erhärtung das formgebende Element der Kapsel darstellt und die Mittelschicht die so genannte Evakuierungsflüssigkeit enthält. Über den



**Abb. 4:** Entwicklung der Spermatophore von *T. commodus*. Unklarheiten herrschen bislang noch über den Mechanismus des Spermientransfers in den Spermiansack (B) und den genauen Ablauf der Bildung des Ankerapparates (Fragezeichen).



Entleerungsmechanismus der Spermatophore gibt die Arbeit von KHALIFA (1949) im Detail Auskunft.

Unterschiede zwischen den Spermatophoren einzelner Grillenspezies betreffen vor allem die Form der Bestandteile. Während die Ampulla in ihrer Form von schmal birnenförmig (*T. commodus*, *A. domesticus*) bis gedrunen kugelförmig (*G. bimaculatus*) variiert, zeigt der Ankerapparat zusätzlich zu entsprechenden Formschwankungen auch Variationen bezüglich der Anzahl der ausgebildeten Haken. Neben der Form kann eine weitere artspezifische Unterscheidung bei der Größe der Spermatophoren vorgenommen werden, welche eine Korrelation mit der Größe der Tiere selbst zeigt (siehe dazu z. B. STURM 2003). Wie aus Tab. 1 zu entnehmen ist, beträgt die Gesamtlänge der Spermatophore bei *T. commodus*  $3,85 \pm 0,52$  mm. Bei Männchen von *G. campestris* und *G. assimilis*, deren Körperlänge jene der australischen Feldgrille deutlich übertrifft, erreichen die Behälter Längen von jeweils 5,0 bis 5,5 mm (REGEN 1924; SPANN 1934). Im Gegensatz dazu wird in der viel kleineren Waldgrille *N. sylvestris* die Spermatophore kaum länger als 3 mm. Gerade bei dieser Art konnten auch signifikante individuelle Schwankungen der Kapselgröße nachgewiesen werden (GERHARDT 1921; GABBUTT 1954).

In der vorliegenden Studie wurde eine einfache Methode zur Bestimmung der Spermienzahl in einer Spermatophore vorgestellt. Es muss ausdrücklich darauf hingewiesen werden, dass diese Technik nur dann verwertbare Ergebnisse liefert, wenn eine parallele Orientierung der Spermatozoen angenommen werden kann und der Raum zwischen den Zellen vernachlässigbar ist. Beide Voraussetzungen scheinen nach Untersuchungen im Elektronenmikroskop erfüllt zu sein. Die Menge an Spermatozoen unterliegt erwartungsgemäß sehr hohen Schwankungen, kann jedoch im Allgemeinen mit einigen Hunderttausend beziffert werden. Nimmt man für das Weibchen von *T. commodus* eine Gesamteiproduktion von 1000 bis 2000 Stück an, so würden nur etwa 1 bis 2 % der im Receptaculum gelagerten Spermatozoen die Befruchtung einer Eizelle bewirken. Dieser geringe Anteil erscheint jedoch bei Berücksichtigung der nichtfunktionsfähigen Keimzellen sowie der Spermienkonkurrenz innerhalb einer Eizelle durchaus plausibel. Vergleichbare Spermienzahlen pro Spermatophore sind bislang für andere Grillenarten nicht verfügbar. Die Anzahl der eingeschlossenen Spermatozoen kann jedoch den Angaben von MANN et al. (1981) zufolge von 1 bis 2 in einigen Crustaceen bis  $10^8$ - $10^{10}$  in *Octopus dofleini* schwanken. Der Collembolen *Dicyrtomina ornata* erzeugt tropfenförmige Spermatophoren mit etwa 600 Keimzellen.

Die Bildung der Spermatophore konnte für *T. commodus* bislang nur teilweise aufgeklärt werden. Während Ablauf und Dauer der Entwicklung in zufriedenstellender Weise nachgewiesen werden konnten, fehlen noch etliche Antworten vor allem bezüglich des Transfers der Spermien von der Papilla zu ihrer endgültigen Position (chemotaktische Bewegung?) und der Formation des Ankerapparates. Grundsätzlich läuft die Entwicklung ähnlich ab wie bei *G. bimaculatus*, wo sie im Detail von HALL et al. (2000) dokumentiert wurde. Der dem Spermientransfer zugrunde liegende Mechanismus konnte auch von diesen Autoren bisher nicht aufgeklärt werden. Die Dauer des Bildungsprozesses ist mit 20 bis 40 Minuten für alle bislang untersuchten Grillenarten als recht einheitlich zu bewerten (MANN 1984).

## Zusammenfassung

Die Spermatophore der australischen Feldgrille *Teleogryllus commodus* wurde im Detail untersucht. Neben Studien des Baues und der Entwicklung der Struktur wurde auch die Anzahl der in der Kapsel eingeschlossenen Spermatozoen durch Anwendung einer simplen Quantifizierungstechnik abgeschätzt. Jede Spermatophore besteht aus drei Teilen: 1. einer birnenförmigen Ampulla mit den Spermatozoen, 2. einem fadenförmigen Schlauch und 3. einem Ankerapparat zur Fixierung des Objektes im weiblichen Genitaltrakt. Die Ampulla repräsentiert eine mehrschichtige Struktur, innerhalb welcher die Innenschicht einem Härtungsprozess unterzogen wird und somit als formgebendes Element für die Kapsel anzusehen ist. Die Resultate zeigen eine gute Übereinstimmung mit in der Literatur beschriebenen Daten anderer Grillenarten. Die Anzahl der Spermatozoen pro Spermatophore kann maximal einige Hunderttausend erreichen, unterliegt jedoch großen Schwankungen. Die Bildung der Hauptkomponenten der Spermatophore erfolgt im Lumen der akzessorischen Drüsen, während sich die Endentwicklung in der Kammer des Phallus vollzieht. Dabei werden Schlauch und Material für den Ankerapparat durch rhythmische Bewegung der Subgenitalplatte in die dorsale Gussform transferiert.

## Dank

Der Autor möchte sich recht herzlich bei Univ.-Prof. Dr. Kurt Pohlhammer für die Beantwortung zahlreicher Fragen zum Thema Reproduktionsbiologie der Insekten sowie für die Bereitstellung der histologischen Schnittpräparate bedanken. Dr. Eva Herzog übernahm freundlicherweise die Präparation der Spermatophoren für die elektronenmikroskopischen Studien.

## Literatur

- ADAM H. & G. CZIHAK (1964): Arbeitsmethoden der makroskopischen und mikroskopischen Anatomie. — Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- GABBUTT P.D. (1954): Notes on the mating behaviour of *Nemobius sylvestris* (BOSC.) (Orth., Gryllidae). — Brit. J. Anim. Behav. 2: 84-88.
- GERHARDT U. (1921): Neue Studien über Copulation und Spermatophoren von Grylliden und Locustiden. — Acta Zool. 2: 293-327.
- HALL M.D., BECK R. & M. GREENWOD (2000): Detailed developmental morphology of the spermatophore of the Mediterranean field cricket, *Gryllus bimaculatus* (DE GEER) (Orthoptera: Gryllidae). — Arthropod Struc. Dev. 29: 23-32.
- HOHORST W. (1936): Die Begattungsbiologie der Grille *Oecanthus pellucens* SCOPOLI. — Z. Morph. Oekol. Tiere 32: 227-275.
- KAULENAS M.S. (1976): Regional specialization for export protein synthesis in the male cricket accessory gland. — J. Exp. Zool. 195: 81-86.
- KHALIFA A. (1949): The Mechanism of Insemination and the Mode of Action of the Spermatophore in *Gryllus domesticus*. — Quart. J. Microsc. Sci. 90/3: 281-292.
- LEOPOLD R.A. (1976): The role of male accessory glands in insect reproduction. — Ann. Rev. Entomol. 21: 199-221.
- LESPEZ C. (1855): Mémoire sur les spermatophores de grillons. — Ann. Sci. Nat. Zool 3: 366-377.
- MANN Th. (1984): Spermatophores. Development, Structure, Biochemical Attributes and Role in the Transfer of Spermatozoa. — Springer, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo.

- MANN Th., MARTIN A.W. & J.B. THIERSCH (1981): Changes in the spermatophoric plasma during spermatophore development and during the spermatophoric reaction in the giant octopus of the North Pacific, *Octopus dofleini martini*. — Mar. Biol. 63: 121-127.
- MUSIOL I.M., JIRIKOWSKI G.F. & K. POHLHAMMER (1990): Immunohistochemical characterization of a widely spread Arg-vasopressin-like neuroendocrine system in the cricket *Teleogryllus commodus* WALKER (Orthoptera, Insecta). — Acta Histochemica Supplement 40: 137-142.
- REGEN J. (1924): Anatomisch-physiologische Untersuchungen über die Spermatophore von *Liogryllus campestris* L. — Sitzungsber. Akad. Wien, Math.-Naturwiss. Kl., Abt. 1, 133: 347-359.
- SPANN L. (1934): Studies on the Reproductive System of *Gryllus assimilis* FABR. — Transactions of the Kansas Academy of Science, 66<sup>th</sup> annual meeting, 299-339.
- STURM R. (2002): Development of the accessory glands in the genital tract of female *Teleogryllus commodus* WALKER (Insecta, Orthoptera). — Arthropod Struc. Dev. 31: 231-241.
- STURM R. (2003): Längen- und Gewichtsentwicklung der Larven verschiedener Grillenarten (Orthoptera: Gryllidae) vom Zeitpunkt des Ausschlüpfens bis zur Adulthäutung. — Linzer biol. Beitr. 35/1: 487-498.
- STURM R. & K. POHLHAMMER (2000): Morphology and development of the female accessory sex glands in the cricket *Teleogryllus commodus* (Saltatoria: Ensifera: Gryllidae). — Inv. Reprod. Dev. 38: 13-21.
- WIGGLESWORTH V.B. (1972): The principles of insect physiology. — Chapman and Hall, London, New York.

Anschrift des Verfassers: MMMMag. Dr. Robert STURM  
Brunnleitenweg 41  
A-5061 Elsbethen, Österreich  
E-Mail: [Robert.Sturm@sbg.ac.at](mailto:Robert.Sturm@sbg.ac.at)